

На правах рукописи

САТАЕВ Роберт Мидхатович

**ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ ИНТЕРПРЕТАЦИЯ
ПАЛЕОФАУНИСТИЧЕСКИХ МАТЕРИАЛОВ
(НА ПРИМЕРЕ ГОЛОЦЕНОВЫХ МЕСТОНАХОЖДЕНИЙ
НАЗЕМНЫХ ПОЗВОНОЧНЫХ БАШКИРСКОГО ЮЖНОГО УРАЛА)**

Специальность 03.00.16 - экология

АВТОРЕФЕРАТ

диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Уфа - 2005

Диссертационная работа выполнена в Башкирском республиканском экологическом центре, г. Уфа.

Научный руководитель: доктор биологических наук,
ведущий научный сотрудник
Петренко Аида Григорьевна

Официальные оппоненты: доктор биологических наук, профессор
Шепель Александр Иванович,
кандидат биологических наук, доцент
Гаранин Валериан Иванович

Ведущая организация: Башкирский государственный
педагогический университет

Защита состоится «___» _____ 200__ г. в _____ часов на заседании Диссертационного Совета Д 212.081.19 при Казанском государственном университете им. В.И. Ульянова-Ленина по адресу: 420008, г.Казань, ул. Кремлевская, д. 18.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке им. Н.И. Лобачевского Казанского государственного университета.

Автореферат разослан «___» _____ 2005 г.

Ученый секретарь
диссертационного Совета,
доктор химических наук

Г.А.Евтюгин

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность темы. Одной из составляющих экологических исследований, направленных на выявление общих закономерностей развития экосистем, является изучение истории формирования природных комплексов.

В связи с тем, что становление современных экосистем происходит в голоцене, когда усиливается и расширяется хозяйственная деятельность человека, приобретая масштабы экологического фактора, особенности природной среды этого этапа вызывают интерес экологов. В задачу экологических исследований входит ретроспективный анализ развития как в целом экосистем, так и отдельных их компонентов — растительного и животного мира. Такой анализ невозможен без использования ископаемых объектов, характеризующих состояние природной среды прошлого (захороненные почвы, пыльца, растительные и животные остатки). Многочисленные исследования, среди которых стоит выделить работы Л.Г.Денисмана (1968; 1984; 1978; 1994; 1986), Н.Г.Смирнова (1975; 1976, 1984; 2002; 2003), А.Г.Малеевой (1966; 1983; 1989) показывают ценность ископаемого материала для историко-экологических построений.

Поскольку важным компонентом природной среды, являются наземные позвоночные, играющие заметную роль в формировании континентальных экосистем и функционировании трофических цепей, ископаемые остатки этой группы животных наиболее часто привлекаются для изучения природных комплексов голоцена. На Южном Урале исследования, основанные на изучении ископаемых мелких и крупных млекопитающих голоцена, широко развиваются Н.Г.Смирновым (1975; 1976; 1981; 1988; 1992; 1996; 1997), П.А.Косинцевым (1981; 1986; 1988; 1990; 1992; 1996; 2000; 2001), А.Г.Яковлевым (1998). При этом слабо изученными остаются особенности становления голоценовых фаун амфибий, рептилий и птиц, а также характер отношений между разными группами позвоночных и природной средой на отдельных этапах развития голоценовых фаунистических комплексов.

Цель и задачи исследования. Целью настоящей работы является выявление на ископаемом материале особенностей захоронения, видового состава, распространения и морфологии ископаемых наземных позвоночных, связанных с условиями их существования и преобразованием природных комплексов. В связи с этим определены следующие задачи:

- 1) Изучить экологические условия формирования тафоценозов наземных позвоночных из разных типов местонахождений.
- 2) Определить видовой состав ископаемых амфибий, рептилий, птиц и млекопитающих из голоценовых местонахождений Южного Урала.
- 3) Выявить изменения состава и пространственного распределения видов,

происходивших в регионе на протяжении голоцена.

4) Выяснить возможности использования различных систематических групп для ретроспективной оценки ландшафтно-климатических условий голоцена.

5) Провести экологическую оценку изменений морфологических и морфометрических признаков отдельных видов.

Научная новизна: Проанализирован палеозоологический материал из 20 ранее не изученных голоценовых местонахождений ископаемых позвоночных Южного Урала.

Впервые изучен видовой состав и проведена оценка экологических характеристик ископаемых остатков голоценовых земноводных, пресмыкающихся и птиц Южного Урала.

Уточнен видовой состав и географическое распределение, изучены экологические особенности голоценовых млекопитающих.

Впервые проведен сравнительный анализ возможностей использования различных групп ископаемых наземных позвоночных для выяснения особенностей природной среды прошлого и оценки экологических свойств животных.

Практическое значение: Результаты, полученные в ходе проведенного исследования, позволяют решать методические проблемы, связанные с экологической интерпретацией палеофаунистических остатков наземных позвоночных.

Данные по особенностям ископаемых фаун из карстовых полостей использованы кабинетом геологии кайнозоя ИГ УфНЦ РАН для целей стратификации пещерных отложений и определения последовательности накопления осадков в пещерах.

Результаты изучения ископаемого материала из археологических памятников использованы археологами ИИЯЛ УфНЦ РАН, Национального музея РБ при восстановлении особенностей природной среды, хозяйства и природопользования племенами Южного Урала.

Апробация работы: Основные результаты работы и выносимые на защиту положения были изложены на конференциях студентов и молодых ученых БГУ (Уфа, 1995; 1996), на международных симпозиумах «The dawn of the Quarternary» (Керкрад, Голландия, 1996, 1997), международной конференции «Пещерный палеолит Урала» (Уфа, 1997), Всероссийском совещании «Главнейшие итоги изучения четвертичного периода и основные направления исследований в XXI веке» (Санкт-Петербург, 1998).

Основные положения, выносимые на защиту: 1) Палеофаунистический материал по каждой из групп наземных позвоночных несет специфические

признаки, анализ которых позволяет получать информацию экологического характера.

2) Ископаемые фауны наземных позвоночных Южного Урала адекватно отражают состояние природных комплексов голоцена.

3) Формирование современных экосистем Южного Урала в голоцене сопровождалось разного масштаба изменениями видового состава, распространения, морфологических особенностей и экологических характеристик отдельных видов.

Публикации: По теме диссертации опубликовано 14 печатных работ.

Структура диссертации и объем диссертации. Работа изложена на 212 страницах и включает 6 глав, выводы, список использованной литературы, приложения. Диссертация иллюстрирована 83 таблицами. Приложения содержат 5 рисунков и 35 таблиц промеров ископаемых и рецентных животных. Список литературы включает 163 источника, в том числе 10 работ зарубежных авторов.

ОСНОВНОЕ СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

Глава 1. Характеристика экосистем, периодизация и природные условия голоцена Башкирского Южного Урала

В главе дается физико–географическая характеристика ландшафтно-географических зон Башкирского Южного Урала. Обсуждается положение нижней границы голоцена, приводятся схемы периодизации голоцена. На основе анализа литературных данных о характере растительности в отдельные климатические фазы голоцена рассматриваются особенности развития природных комплексов Башкирского Южного Урала.

Глава 2. Обзор фауны наземных позвоночных голоцена Южного Урала

В главе приводится обзор литературных данных о видовом составе ископаемых земноводных, пресмыкающихся, птиц и млекопитающих из пещерных местонахождений и археологических памятников голоценового возраста, оценивается состояние изученности отдельных групп позвоночных.

Глава 3. Особенности экологической интерпретации остатков наземных позвоночных

В главе обсуждаются различные методические подходы, применяемые при реконструкции особенностей природных комплексов прошлого на основании палеонтологических данных. Отмечаются перспективные для экологических интерпретаций признаки, выявляемые при изучении местонахождений в целом и непосредственно на палеофаунистическом материале.

Глава 4. Материалы и методика

Материал, послуживший основой для данной работы, был получен при исследовании местонахождений голоценовых позвоночных из карстовых полостей и археологических памятников Башкирского Южного Урала. Остеологический материал происходит из 20 местонахождений. Всего было изучено 35994 костных остатков амфибий, рептилий, птиц и млекопитающих.

Исследования пещер и гротов Атышского карстового комплекса, а также Нукатской пещеры проводились автором в сотрудничестве с археологом В.Г. Котовым (ИИЯЛ УфНЦ РАН) и в составе экспедиционного отряда Института геологии РАН. Остатки животных из раскопок поселения Таналык II, представлены археологами БГУ, ИИЯЛ УфНЦ РАН, БГПУ, Мурадымовского поселения — археологами БГПУ, средневекового городища Уфа II, Михайловского, Яковлевского, Юлбарсовского могильников и Селивановских курганов — отделом археологии Национального музея РБ. Остеологический материал из Аскинской пещеры, грота водопада Атыш передан В.Г.Котовым (ИИЯЛ Уф НЦ РАН), из пещер карстового комплекса Сикияз-Тамак и гротов с р. Юрюзань — В.И.Юриным (Челябинский областной историко-краеведческий музей), из грота Марат А.Г.Яковлевым (Национальный музей Республики Башкортостан). Определение археозоологических сборов из раскопок поселения Таналык II проводилось нами под руководством с.н.с. ИЭРЖ УрО РАН, к.б.н. П.А.Косинцева, совместно с м.н.с. ИИиА УрО РАН А.И. Варовым.

Раскопки, отбор образцов для радиоуглеродного и фаунистических анализов, а также тафономическое изучение захоронений проводилось в соответствии с методическими приемами, используемыми в практике палеонтологических и археозоологических исследований (Громов, 1955; Покровская, 1950; Паавер, 1965; 1979; Верещагин, 1981; Денисман, 1984; Петренко, 1984; Арсланов, 1987; Косинцев, 1988, Обыденнов и др., 1994; Ратников, 1996). Радиоуглеродные датировки получены в лаборатории геохронологии НИИ Географии С.-Петербургского государственного университета д.г.-м.н. Х.А.Арслановым.

Амфибии и рептилии представлены в наших сборах 1972 костями. При их изучении нами использовалась остеологическая коллекция современных земноводных и пресмыкающихся с территории Южного Урала, хранящаяся в Уфимском музее естественной истории (УМЕИ), а также руководства по анатомии низших наземных позвоночных (Терентьев, 1950; Гуртовой, Матвеев, Держинский, 1978; Ноздрачев, Поляков, 1994).

Птицам в изученном материале принадлежит 342 кости, из которых определены 133. Определение ископаемых костей птиц проводилось путем

сравнения с остеологической коллекцией современных птиц с Южного Урала (УМЕИ). Измерения костей птиц проведены штангенциркулем, при выборе промеров за основу взяты признаки, предложенные A.Driesch (1976), С.Mourer-Chauvire (1975), А.В.Пантелеевым и Н.И.Бурчак-Абрамовичем (2000), а также использованы оригинальные авторские промеры. Все промеры даны в миллиметрах. Видовые названия птиц и порядок перечисления видов приведены в соответствии со схемой Л.С.Степаняна (1990) для фауны птиц бывшего СССР.

В нашей работе было использовано 33680 костей млекопитающих, из которых до вида определено 18697 костей. При идентификации остатков диких видов автор пользовался сравнительными остеологическими коллекциями, хранящимися в Уфимском музее естественной истории, коллекцией отдела естественной истории НМ РБ, зоологического музея БГУ, справочниками и определителями по млекопитающим современной фауны (Млекопитающие фауны СССР (Копытные), 1959; Кузнецов, 1975; Громов, Ербаева, 1995), определителями по костям скелета В.И. Громовой (1950, 1953, 1960), рекомендациями с.н.с. ИЭРЖ УрО РАН к.б.н. П.А.Косинцева, заведующего отделом естественной истории НМ РБ к.б.н. А.Г.Яковлева, При изучении остатков домашних животных нами использовалась сравнительная коллекция УМЕИ, анатомического музея БГАУ, учебники и руководства по анатомии домашних животных (Хромов, Короткевич, Павлова и др., 1972; Акаевский, Юдичев, Михайлов и др., 1984; Хрусталева, Михайлов, Шнейберг, Жеребцов и др., 1994). Определение возраста млекопитающих по изолированным зубам мы проводили в соответствии с методикой, предложенной Г.А.Клевезаль и С.Е.Клейнберг (1967).

Измерения костей млекопитающих проведены штангенциркулем, при выборе промеров за основу взяты признаки, предложенные И.Е.Кузьминой (1971), A. von den Driesch (1976), А.Г. Петренко (1984) и П.А.Косинцевым (Обыденнов и др., 1994). Все промеры даны в миллиметрах. Статистическая обработка материала выполнена с применением программы "STADIA-91". Видовые названия млекопитающих приведены согласно КATALOGу млекопитающих СССР (1981).

Глава 5. Тафономические особенности местонахождений наземных позвоночных

Изученные местонахождения ископаемых голоценовых позвоночных расположены в трех основных ландшафтно-климатических зонах Южного Урала (табл. 1).

Распределение изученных местонахождений по
ландшафтно-климатическим зонам Южного Урала.

Подразделе- ния голоцена	Местонахождения					
	Южное Приуралье				Горный Урал	Зауралье
	I	II	III	IV		
Поздний	10; 11; 12; 13;	14	8		1;2;3;4;5;6; 7;9	
Средний	10			16	1;2;4;7	15;17;18 19;20
Ранний					1;2;7	

Южное Приуралье: I - Юрюзано-Айская равнина; II - Уфимское плато;
III- Бельско-Камская низменность; IV - Бугульмино–Белебеевская возвышен-
ность

Местонахождения:

- | | |
|------------------------------------|-----------------------------|
| 1. пещера Верхняя | 10. пещера Сикияз-Тамак 6 |
| 2. пещера Заповедная а) шурф 1995 | 11. пещера Сикияз-Тамак 10 |
| б) шурф 1996 | 12. пещера Салавата |
| 3. грот Атыш I а) поверхность | 13. пещера на Сабакай камне |
| б) шурф | 14. городище Уфа II |
| 4. пещера Лемеза II | 15. поселение Таналык II |
| 5. пещера Лемеза III | 16. поселение Мурадымовское |
| 6. пещера Усть-Атышская | 17. Яковлевский курган |
| 7. пещера Нукатская а) поверхность | 18. Юлбарсовский курган |
| б) шурф | 19. Михайловский могильник |
| 8. Аскинская пещера | 20. Селивановские курганы |
| 9. грот Марат | |

Исследованный материал относится ко всем периодам голоцена. Наиболее ранняя ископаемая голоценовая фауна отмечается в шурфах пещер Заповедная и Нукатская, где встречаются также остатки неоплейстоценовых видов. Лучше всего в сборах представлена фауна суббореального и первой половины субатлантического периодов голоцена.

Изучение особенностей ископаемого материала (степень минерализации костного вещества, прокрашенность костей, раздробленность костей), характера и стратификации (биостратиграфический, археологический, радиоуглеродный методы) вмещающих их отложений позволяет делать выводы об условиях и основных этапах формирования местонахождений. В пещерах кости голоценового возраста залегают в осадках четырех типов: буровато – коричневом плотном суглинке; светло – коричневом рыхлом суглинке; се-

ром, пылеватом, слабо гумусированном суглинке; известняковом щебне. В полном объеме все перечисленные типы встречены в шурфе пещеры Заповедная.

Буровато – коричневый суглинок образовался в стабильных холодных климатических условиях и содержит фауну неоплейстоцена, позднеледниковья и предбореального периода голоцена (пещера Верхняя, Заповедная, Нукатская). Светло-коричневые, рыхлые суглинки накапливались в условиях влажного, умеренно теплого климата и содержат фауну и археологические находки в основном бореального, атлантического и суббореального периодов голоцена (Сикияз-Тамак 6, 10). Серый, пылеватый суглинок образовался при значительных перепадах между летними и зимними температурами и содержит фауну и археологические находки ранних этапов субатлантического периода. Формирование слоя известнякового щебня связано с похолоданием, происходившим после I тыс.н.э. Щебень содержит археологические материалы раннего средневековья (Атыш I). Кроме общих климатических условий на сохранность костного материала влияет микроклимат пещер, более стабильный в удалении от входа. Так, сохранность голоценового материала в глубине пещеры Верхняя и Нукатской пещеры заметно лучше, чем в неглубоких пещерах и гротах Атышского карстового комплекса.

Окрашенность костей и степень их фоссилизации позволили выделить аллохронные остеологические комплексы даже там, где отсутствовала стратификация материала по другим признакам. Это позволило стратифицировать весь остеологический материал и проследить динамику видового состава животных, представленных в захоронениях.

Палеофаунистический материал накапливался в захоронениях в результате естественной гибели животных, охоты хищников, охотничьей и хозяйственной деятельности человека. Сохранность материала в захоронениях указывает на их генезис. Остатки животных из местонахождений зоогенного происхождения представлены в основном фрагментами, мелкими и компактными элементами скелета, изолированными зубами. Фрагментированность материала связана с особенностями пищедобывающей деятельности хищников и разной устойчивостью элементов скелета к разрушению. Так остатки серой жабы *Bufo bufo* (L.) из шурфа пещеры Заповедная и грота Атыш I, в отличие от травяной лягушки *Rana temporaria* L., представлены выборочно — только наиболее крупными элементами скелета, что может быть следствием поедания жаб змеями, в пищеварительном тракте которых сохраняются лишь крупные кости конечностей. Мелко раздробленные кости птиц и млекопитающих из шурфов в пещерах Заповедная и Нукатская — результат питания хищных зверей. Остатки животных из пещеры Усть - Атышская накаплива-

лись при разрушении погадок сов, в которых присутствуют целые кости мелких видов или крупные фрагменты с целыми суставами. В материале из местонахождений Атыш I, Лемеза II, Сикияз – Тамак 6 и 10 присутствуют остатки жертв мелких и средних дневных хищников, слабо повреждающих кости. Хорошую сохранность имеют кости животных, погибших естественной смертью (остатки барсуков *Meles meles* L. из пещер Верхняя и Сикияз – Тамак 6, выдры *Lutra lutra* L. из пещеры Лемеза II, бурого медведя *Ursus arctos* L. из Нукатской пещеры). Сохранность костей животных, добытых человеком, зависит от особенностей охотничьей деятельности и утилизации туш. Так, кости копытных сильно расколоты, а пушных зверей — сохраняются практически целыми. В отдельных случаях сохранность костей указывает на приемы охоты. Сильная раздробленность черепов лесных куниц *Martes Martes* L. из грота Атыш I связана с добыванием их с помощью ловушек типа давилок. Остеологический материал из поселений содержит, в основном, сильно расколотые кости домашнего скота, остатки животных из погребений представлены отдельными целыми костями.

Заключение. Проведенный тафономический анализ позволяет выделить четыре выраженных этапа формирования местонахождений, различающихся по особенностям накопления и сохранения остатков животных, которые, в свою очередь, определяются условиями среды. Первый этап соответствует интервалу поздний неоплейстоцен - предбореальный период, второй — бореальный - суббореальный период, третий — первая половина субатлантического периода, четвертый — вторая половина субатлантического - новобореальный период. Эти этапы отвечают изменениям природно-климатических условий, происходившим на Южном Урале на протяжении голоцена, и демонстрируют стадийность развития современных природных комплексов.

Глава 6. Систематический обзор

Выявленные особенности пространственного и хронологического распространения видов наземных позвоночных в голоцене Южного Урала позволяют представить динамику видового состава изученных фаунистических групп и оценить характер биотопов, в которых они существовали.

Амфибии и рептилии. Изученные ископаемые герпетокомплексы происходят исключительно из пещерных местонахождений и имеют зоогенный генезис. Животные попадали в захоронение в результате деятельности хищников. В целом, видовой состав ископаемой герпетофауны из исследованных местонахождений имеет исключительно лесной характер (табл. 2).

Хронологическое распределение видов из изученных местонахождений приводится в таблице 3.

Таблица 2

Видовой состав земноводных и пресмыкающихся
из голоценовых местонахождений Южного Урала

Виды	Местонахождения				
	Заповедная	Атыш I	Лемеза II	Усть-Атышская	Нукатская
<i>Bufo bufo</i> (L.)	+	+		+	
<i>Rana temporaria</i> L.	+	+	+	+	+
<i>Anguis fragilis</i> L.	+				+
<i>Lacerta vivipara</i> Jacquin	+				+
<i>Natrix natrix</i> (L.)	+				+
<i>Vipera berus</i> (L.)	+				+

Таблица 3

Хронологическое распределение земноводных и пресмыкающихся
выявленных в голоценовых местонахождениях Южного Урала

Подразделения голоцена	Виды	Местонахождения
Ранний голоцен	<i>Bufo bufo</i> (L.) <i>Rana temporaria</i> L. <i>Anguis fragilis</i> L. <i>Lacerta vivipara</i> Jacquin. <i>Natrix natrix</i> (L.) <i>Vipera berus</i> (L.)	Заповедная Нукатская
Средний голоцен	<i>Bufo bufo</i> (L.) <i>Rana temporaria</i> L. <i>Anguis fragilis</i> L. <i>Lacerta vivipara</i> Jacquin. <i>Natrix natrix</i> (L.) <i>Vipera berus</i> (L.)	Заповедная Нукатская
Поздний голоцен	<i>Bufo bufo</i> (L.) <i>Rana temporaria</i> L. <i>Anguis fragilis</i> L. <i>Lacerta vivipara</i> Jacquin. <i>Vipera berus</i> (L.)	Заповедная Атыш I Лемеза II Усть-Атышская

Во всех захоронениях, где обнаружены кости амфибий и рептилий, присутствуют остатки травяной лягушки *Rana temporaria* L. В шурфе пещеры

Заповедная травяная лягушка вместе с многочисленной здесь серой жабой *Bufo bufo* (L.) встречается практически по всей глубине разреза вплоть до горизонта, датируемого позднеледниковьем, а в шурфе Нукатской пещеры остатки лягушки встречены глубже других представителей герпетофауны и попали в захоронение не позднее бореальной фазы раннего голоцена. Из рептилий в местонахождениях многочисленны кости веретеницы *Anguis fragilis* L., живородящей ящерицы *Lacerta vivipara* Jacquin и обыкновенной гадюки *Vipera berus* (L.), последняя встречена даже в раннеголоценовых отложениях шурфа пещеры Заповедная.

Учитывая, что в раннеголоценовых слоях шурфов пещер Заповедная и Нукатская встречаются остатки основных видов амфибий и рептилий лесной зоны, при том, что кости этой группы животных плохо сохраняются в лесных условиях, можно сделать вывод, что герпетофауна горно-лесной зоны Южного Урала сформировалась на ранних этапах голоцена и на протяжении голоцена не претерпела значительных изменений.

Птицы. В изученных нами местонахождениях голоценового возраста выявлено 25 видов птиц, что составляет менее 10 % современной орнитофауны региона (табл. 4). В хронологическом отношении материал представлен крайне неравномерно (табл.5). Кроме тафономических причин, это вызвано тем, что захоронения формируются в локальных биотопах, где реальный видовой состав намного беднее потенциально возможного. Среди встреченных в ископаемом состоянии птиц отмечаются как фоновые виды-космополиты (серая ворона, сорока, галка), так и имеющие более узкую биотопическую приуроченность: чомга *Podiceps cristatus* L., вальдшнеп *Scolopax rusticola* L., коростель *Crex crex* L. К лесным обитателям можно отнести тетерева *Lururus tetrix* L., глухаря *Tetrao urogallus* L., малого пестрого дятла *Dryobates minor* L.

Более 52 % от общего количества определенных остатков составляют кости куриных. Большинство из них принадлежат тетереву *Lururus tetrix* L. и глухарю *Tetrao urogallus* L., что обусловлено их промысловой ценностью. Экологическая пластичность тетерева позволила ему заселить самые разнообразные ландшафты. Тетерев выявлен в местонахождениях лесной зоны и в материале из расположенного в южном Зауралье Яковлевского кургана. Белая куропатка *Lagopus lagopus* L. встречена нами лишь в Сикияз–Тамакском пещерном комплексе, расположенном севернее всех других изученных местонахождений. Серая куропатка *Perdix perdix* L., обычная в местонахождениях Атышского карстового комплекса, отсутствует во всех известных остеологических комплексах птиц со Среднего и Северного Урала. Кроме того, этот вид не выявлен в материале из Нукатской пещеры и местонахождениях карстового комплекса Сикияз–Тамак, где остатки куриных многочис-

ленны. Это может говорить о том, что северная граница ареала серой куропатки на протяжении среднего и позднего голоцена проходила южнее бассейнов рек Ай и Юрюзань, а на востоке ограничивалась зоной смешанных и широколиственных лесов передовых хребтов Южного Урала.

Таблица 4

Видовой состав птиц из голоценовых местонахождений Южного Урала

Виды	Местонахождения									
	1	2	3	4	6	7	10	11	15	17
<i>Podiceps cristatus</i> L.				+						
<i>Anas platyrhynchos</i> L.							+		+	
<i>Anas crecca</i> L.							+			
<i>Anas ex gr. crecca-querquedula</i>						+				
<i>Anas strepera</i> L.		+		+			+			
<i>Anas</i> sp.								+		
<i>Accipiter nisus</i> L.			+	+			+			
<i>Buteo buteo</i> L.								+		
<i>Falco ex gr. gyrfalco-cherrug</i>							+			
<i>Falco subbuteo</i> L.			+				+	+		
<i>Perdix perdix</i> L.	+	+	+	+	+					
<i>Coturnix coturnix</i> L.		+								
<i>Lururus tetrix</i> L.						+	+	+		+
<i>Tetrao urogallus</i> L.						+	+			
<i>Lagopus lagopus</i> L.							+	+		
<i>Crex crex</i> L.								+		
<i>Scolopax rusticola</i> L.				+	+		+			
<i>Columba oenas</i> L.							+			
<i>Asio otus</i> L.								+		
<i>Strix aluco</i> L.			+							
<i>Dryobates minor</i> L.					+		+			
<i>Garrulus glandarius</i> L.								+		
<i>Pica pica</i> L.								+		
<i>Coloeus monedula</i> L.					+			+		
<i>Corvus corone</i> L.						+	+			
<i>Sylvia</i> sp.					+					
<i>Turdus pilaris</i> L.				+	+			+		
<i>Turdus viscivorus</i> L.			+				+			
<i>Turdus ericetorum</i> Turton				+	+	+	+			

Номера местонахождений приведены после таблицы 1

Хронологическое распределение видов птиц,
выявленных в голоценовых местонахождениях Южного Урала

Подразделения голоцена	Виды	Местонахождения
Ранний голоцен	<i>Perdix perdix</i> L. <i>Anas</i> sp.	Верхняя Нукатская
Средний голоцен	<i>Podiceps cristatus</i> L. <i>Anas platyrhynchos</i> L. <i>Anas crecca-querquedula</i> <i>Anas strepera</i> L. <i>Accipiter nisus</i> L. <i>Falco ex gr.gyrfalco-cherrug</i> <i>Perdix perdix</i> L. <i>Lururus tetrix</i> L. <i>Tetrao urogallus</i> L. <i>Scolopax rusticola</i> L. <i>Turdus pilaris</i> L. <i>Turdus ericetorum</i> Turton	Заповедная Лемеза II Нукатская Сикияз-Тамак 6 Таналык II Яковлевский курган
Поздний голоцен	<i>Anas crecca</i> L. <i>Anas strepera</i> L. <i>Accipiter nisus</i> L. <i>Buteo buteo</i> L. <i>Falco subbuteo</i> L. <i>Perdix perdix</i> L. <i>Coturnix coturnix</i> L. <i>Lururus tetrix</i> L. <i>Tetrao urogallus</i> L. <i>Lagopus lagopus</i> L. <i>Crex crex</i> L. <i>Scolopax rusticola</i> L. <i>Columba oenas</i> L. <i>Asio otus</i> L. <i>Strix aluco</i> L. <i>Dryobates minor</i> L. <i>Garrulus glandarius</i> L. <i>Pica pica</i> L. <i>Coloeus monedula</i> L. <i>Corvus corone</i> L. <i>Sylvia</i> sp. <i>Turdus pilaris</i> L. <i>Turdus viscivorus</i> L. <i>Turdus ericetorum</i> Turton	Заповедная Атыш I Усть-Атышская Нукатская Сикияз-Тамак 6 Сикияз-Тамак 10

Большинство выявленных нами видов птиц обитало на территории Южного Урала на протяжении всего голоцена, лишь некоторые из них исчезли из состава современных стаций или стали очень редкими (табл. 5). Так, белая куропатка в настоящее время не встречается по берегам реки Ай, где она обитала в субатлантике, а чомга — в зоне лесов западного склона Южного Урала. Определенный в материале из пещеры Сикияз-Тамак 6 сокол балобан *Falco cherrug* L. не отмечается на исследуемой территории с 70-х годов XX в. Различия видового состава птиц разных фаз голоцена, выявленные на нашем материале, связаны со сменой гнездовых участков в пределах той же ландшафтно-климатической зоны, которая была вызвана преобразованиями отдельных биотопов. В целом, палеорнитологический материал указывает на отсутствие в среднем и позднем голоцене глобального смещения ландшафтно-климатических зон.

Млекопитающие. Изученные остеологические комплексы крупных млекопитающих включают все основные виды рассматриваемого региона (табл. 6), демонстрируя происходившие в голоцене изменения состава и структуры фауны (табл. 7). Уже в раннем голоцене горно-лесной зоны представлены виды, характерные для современности: заяц беляк *Lepus timidus* L., лисица *Vulpes vulpes* L., волк *Canis lupus* L., бурый медведь *Ursus arctos* L., косуля *Capreolus pygargus* Pall. и лось *Alces alces* L.. Кроме этого, сохраняются элементы позднеплейстоценового комплекса: сурок *Marmota bobac* Mull. и северный олень *Rangifer tarandus* L.

В среднем голоцене фауна крупных млекопитающих Южного Урала по своему составу приближается к современной, но отличается от нее по своей структуре. Сурок, исчезая с территории горного Урала, продолжает встречаться не только в степных и лесостепных ландшафтах на юге (Яковлевский и Юлбарсовский курганы южного Зауралья), но и в открытых биотопах на севере территории (Сикияз-Тамак 6 и 10). В этот период смещается к северу ареал распространения северного оленя.

В среднем голоцене в Приуралье (Мурадымовское поселение, пещера Сикияз-Тамак 10), горном Урале (пещера Заповедная) и Зауралье (поселение Таналык II) широко распространяется бобр *Castor fiber* L., в Приуралье (Мурадымовское поселение) и Зауралье (Михайловский могильник, Селивановские курганы) — благородный олень *Cervus elaphus* L., в Приуралье (пещера Сикияз-Тамак 10) и горно-лесной зоне (Нукатская пещера) появляется кабан *Sus scrofa* L. Преобразования фауны крупных млекопитающих, происходившие в среднем голоцене, были вызваны ландшафтными изменениями.

Видовой состав крупных млекопитающих
из голоценовых местонахождений Южного Урала

Виды	Местонахождения										
	1	2		3		4	5	6	7		8
		а	б	а	б				а	б	
<i>Lepus timidus L.</i>				+							
<i>Lepus sp.</i>	+		+		+	+		+	+	+	
<i>Marmota bobacMull.</i>	+	+	+		+				+	+	
<i>Castor fiber L.</i>			+								
<i>Canis lupus L.</i>		+	+		+						
<i>Vulpes vulpes L.</i>	+	+	+	+	+	+	+		+	+	+
<i>Ursus arctos L.</i>			+		+		+		+	+	+
<i>Ursus deningeri</i>	+										
<i>Spelaearctos spelaeus Rosen.</i>	+	+	+		+				+	+	
<i>Martes martes L.</i>				+	+						
<i>Martes sp.</i>	+		+				+				
<i>Mustela erminea L.</i>									+		
<i>Meles meles L.</i>	+										+
<i>Lutra lutra L.</i>				+		+		+			
<i>Coelodonta antiquitatis Blum.</i>										+	
<i>Sus scrofa L.</i>										+	
<i>Cervus elaphus L.</i>	+										
<i>Capreolus pygargus Pall.</i>			+	+	+		+		+	+	+
<i>Alces alces L.</i>			+	+	+		+		+		
<i>Rangifer tarandus L.</i>	+		+		+					+	
<i>Bison sp.</i>	+								+		
Домашние животные											
<i>Equus caballus L.</i>											+
<i>Bos taurus L.</i>									+		

Номера местонахождений приведены после таблицы 1

Продолжение таблицы 6

Виды	Местонахождения											
	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20
<i>Lepus timidus L.</i>			+									
<i>Lepus sp.</i>		+					+					
<i>Marmota bobac Mull.</i>		+	+						+	+		
<i>Castor fiber L.</i>			+				+	+				
<i>Canis lupus L.</i>			+									
<i>Vulpes vulpes L.</i>	+	+	+	+	+		+					
<i>Ursus arctos L.</i>	+	+										
<i>Spelaearctos spelaeus Rosen.</i>		+										
<i>Martes sp.</i>		+	+	+	+							
<i>Mustela erminea L.</i>							+					
<i>Mustela sp.</i>		+										
<i>Meles meles L.</i>		+					+					
<i>Cervus elaphus L.</i>						+		+		+	+	
<i>Capreolus pygargus Pall.</i>	+	+	+	+	+		+				+	
<i>Alces alces L.</i>		+	+	+	+		+					
<i>Rangifer tarandus L.</i>		+		+	+							
<i>Saiga tatarica L.</i>							+					
Домашние животные												
<i>Canis familiaris L.</i>				+		+	+					
<i>Equus caballus L.</i>		+	+	+	+	+	+	+	+			+
<i>Sus scrofa f. domestica L.</i>						+	+	+				
<i>Bos taurus L.</i>				+		+	+	+			+	+
<i>Ovis aries L.</i>		+		+	+	+	+	+				+
<i>Capra hircus L.</i>									+	+		
<i>Camelus bactrianus domesticus</i>						+						

Номера местонахождений приведены после таблицы 1

Хронологическое распределение крупных млекопитающих,
выявленных в голоценовых местонахождениях Южного Урала

Периоды голоцена	Виды	Местонахождения
Ранний голоцен	<i>Lepus sp.</i> <i>Marmota bobac</i> Mull. <i>Canis lupus</i> L. <i>Vulpes vulpes</i> L. <i>Ursus arctos</i> L. <i>Martes sp.</i> <i>Capreolus pygargus</i> Pall. <i>Alces alces</i> L. <i>Rangifer tarandus</i> L.	Верхняя Заповедная Нукатская
Средний голоцен	<i>Lepus timidus</i> L. <i>Marmota bobac</i> Mull. <i>Canis lupus</i> L. <i>Vulpes vulpes</i> L. <i>Ursus arctos</i> L. <i>Martes sp.</i> <i>Mustela erminea</i> L. <i>Cervus elaphus</i> L. <i>Capreolus pygargus</i> Pall. <i>Alces alces</i> L. <i>Rangifer tarandus</i> L.	Заповедная Нукатская Лемеза II Сикияз-Тамак 6 Мурадымовское Таналык II Яковлевский курган Юлбарсовский курган Михайловский могильник Селивановские курганы
Поздний голоцен (субатлантический период)	<i>Lepus timidus</i> L. <i>Marmota bobac</i> Mull. <i>Canis lupus</i> L. <i>Vulpes vulpes</i> L. <i>Ursus arctos</i> L. <i>Martes martes</i> L. <i>Mustela sp.</i> <i>Lutra lutra</i> L. <i>Meles meles</i> L. <i>Sus scrofa</i> L. <i>Cervus elaphus</i> L. <i>Capreolus pygargus</i> Pall. <i>Alces alces</i> L. <i>Saiga tatarica</i> L.	Верхняя Заповедная Нукатская Атыш I Лемеза III Усть-Атышская Аскинская пещера Грот Марат Сикияз-Тамак 6 Сикияз-Тамак 10 Пещера Салавата Юлаева Пещера на Сабакай камне Уфа II

Фауна субатлантического периода позднего голоцена сохраняет черты, характерные для среднеголоценового этапа. В первой половине субатлантика на север до широты города Уфы могли проникать сайгаки. На это указывает находка рога сайгака в материале средневекового городища Уфа II. В позд-

нем голоцене крупные млекопитающие становятся предметом интенсивной охоты человека. В новобореальный или современный период с территории Южного Урала исчезают бобр, кабан, благородный олень, северный олень и сайгак. Предполагается, что бобр, кабан и благородный олень были истреблены человеком (Кириков, 1966), однако в нашем материале подтверждение этому отсутствует. Наибольшая промысловая нагрузка в среднем и позднем голоцене приходилась на лесную куницу, косулю и лося, но, несмотря на это, они сохранили свой ареал и численность вплоть до настоящего времени. Об интенсивности охоты свидетельствуют результаты определения возраста и времени гибели косуль из грота Атыш I, где большинство добытых животных имели возраст не старше двух лет, а охота велась в течение всего года.

Морфологический анализ. Обсуждение морфологических особенностей затрагивает лишь виды, представленные в сборах костями и фрагментами, пригодными для измерений, поэтому данные о размерах животных крайне ограничены. Сравнение промеров ископаемых и рецентных костей птиц указывает на отсутствие различий основных морфометрических показателей. Размеры, превышающие известные для современных птиц, отмечаются лишь для *tarsometatarsus* белой куропатки *Lagopus lagopus L.* из пещеры Сикияз – Тамак 6, что, скорее всего, связано с географической изменчивостью и малочисленностью данных по морфометрии современных птиц. Среди млекопитающих наиболее представительная выборка пригодных для промеров костей скелета принадлежит лесной кунице *Martes martes L.* (табл. 8). При этом куницы из местонахождения Атыш I имеют размеры черепа несколько меньше, чем из памятника позднего бронзового века Юкалекулево, но больше чем позднеголоценовые животные из пещеры Сумган - Кутук и современные куницы с территории Башкортостана (Обыденнов и др., 1994). Это явление может быть результатом вековой изменчивости морфометрических показателей, известной для ряда видов крупных млекопитающих, и, возможно, объясняется существовавшим на протяжении всего голоцена промысловым давлением на популяцию этих животных.

Заключение. Систематический анализ ископаемых позвоночных показывает, что особенности видового состава и его динамика во времени у каждой из изученной групп животных отражают влияние экологических факторов разного масштаба.

Так, изменения в составе фауны земноводных и пресмыкающихся, в целом сформировавшейся в раннем голоцене, связаны с появлением и исчезновением подходящих биотопов. Эту группу животных удобно использовать для реконструкции узколокальных условий отдельных стаций.

Размеры костей лесной куницы из грота Атыш I

Признаки	n	Lim	M ± m	δ
Верхняя челюсть				
длина зубного ряда	5	24,0 ÷ 25,0	24,5 ± 0,2	0,4
длина ряда премоляров	6	21,0 ÷ 22,5	21,4 ± 0,2	0,4
длина коронки Р4	8	8,1 ÷ 9,0	8,5 ± 0,1	0,3
длина коронки М1	4	7,8 ÷ 9,5	8,4 ± 0,4	0,6
ширина коронки М1	4	5,4 ÷ 6,0	5,7 ± 0,1	0,2
Нижняя челюсть				
длина ветви	11	52,5 ÷ 63,5	58,4 ± 1,6	4,2
длина зубного ряда	16	28,5 ÷ 33,0	30,6 ± 0,6	1,7
длина ряда премоляров	19	16,0 ÷ 19,0	17,3 ± 0,3	1,1
длина ряда моляров	17	12,4 ÷ 14,1	13,3 ± 0,2	0,7
длина коронки М/1	17	7,4 ÷ 11,0	9,4 ± 0,4	1,0
ширина коронки М/1	13	4,0 ÷ 5,0	4,7 ± 0,1	0,3
Лопатка				
высота сустава	3	11,5; 11,3; 11,1		
ширина сустава	3	6,6; 6,3; 6,5		
Плечевая				
длина кости	6	64,6 ÷ 77,2	68,7 ± 1,8	4,0
ширина нижнего конца	14	13,0 ÷ 17,0	14,9 ± 0,3	1,1
поперечник нижнего конца	13	8,0 ÷ 9,4	8,5 ± 0,2	0,4
Лучевая				
длина кости	5	55,0 ÷ 62,5	59,0 ± 1,5	3,0
ширина верхнего конца	9	6,5 ÷ 8,0	6,9 ± 0,2	0,5
ширина нижнего конца	8	7,5 ÷ 9,1	8,1 ± 0,2	0,5
Таз				
передне-задний диаметр	12	8,2 ÷ 10,3	9,1 ± 0,2	0,7
Бедренная				
длина кости	3	84,6; 87,5; 73,4		
ширина верхнего конца	9	13,7 ÷ 18,2	16,1 ± 0,4	1,2
ширина диафиза	4	5,5 ÷ 6,5	6,0 ± 0,2	0,4
ширина нижнего конца	5	13,0 ÷ 16,5	14,9 ± 0,7	1,5
Большая берцовая				
длина кости	2	83,5; 82,5		
ширина нижнего конца	9	9,7 ÷ 11,4	10,8 ± 0,2	0,5
поперечник нижнего конца	9	6,2 ÷ 8,6	7,7 ± 0,2	0,6

Поскольку для птиц важными являются особенности ландшафта в границах гнездовых участков, мозаичность распределения последних проявляется на ископаемом материале в различии видового состава даже близко расположенных местонахождений одного возраста. В целом фауна птиц Южного Урала на протяжении голоцена не претерпела значительных изменений, что может указывать на отсутствие глобального смещения ландшафтно-климатических зон. Поэтому анализ палеоорнитологического материала позволяет оценить, в первую очередь, характер изменений, происходивших в окружающих местонахождения биотопах.

Крупные млекопитающие являются наиболее динамичной из изученных групп. Они реагируют изменением видового состава (вымирание, смещение ареала за границы региона) и морфологических характеристик животных на различные преобразования природных комплексов, вызванные, как естественными причинами, так и антропогенным воздействием. Это связано с тем, что крупные млекопитающие требуют большую площадь подходящих биотопов и не обладают достаточно совершенным механизмом экологических адаптаций, позволяющим быстро приспосабливаться к изменениям природной среды.

Выводы

1) Экологический подход к интерпретации палеофаунистического материала по наземным позвоночным из голоценовых местонахождений Южного Урала позволил выявить специфические признаки тафономического, фаунистического, зоогеографического и морфологического характера, связанные с условиями существования животных, средой их обитания и эволюции экологических свойств.

2) Анализ выявленных признаков свидетельствует о трех выраженных этапах формирования природных комплексов Южного Урала. Первый соответствует интервалу поздний неоплейстоцен — бореальный период, второй: атлантический — первая половина субатлантического периода, третий: вторая половина субатлантического — новобореальный период.

3) Фауна земноводных и пресмыкающихся горно-лесной зоны Южного Урала сформировалась в раннем голоцене, в условиях, существенно не отличающихся от современных, и не претерпевала значительных изменений на протяжении всего голоцена.

4) Характер различий в распространении ископаемых и рецентных видов птиц в голоцене Южного Урала указывает на изменения, происходившие в локальных биотопах, и свидетельствует об отсутствии значительных смещений границ ландшафтно-климатических зон.

5) Формирование современной фауны крупных млекопитающих Южного Урала происходило на протяжении всего голоцена за счет преобразования позднеплейстоценовых сообществ и сопровождалось вымиранием видов, сокращением ареалов или их смещением за пределы региона, а также миграции отдельных видов. В результате этих процессов с территории Южного Урала исчезли северный и благородный олень, кабан, сайгак, сократили свой ареал сурок и бобр. При этом, исчезновение с Южного Урала северного и благородного оленя не вызвано интенсивной охотой, а связано для первого — с резким сокращением пригодных для этого вида мест обитания, а для второго — с ухудшением климата в начале позднего голоцена.

6) Изученный материал указывает, что основная промысловая нагрузка на протяжении всего голоцена приходилась на косулю, лося и лесную куницу. Косуля и лось были распространены во всех природно-климатических зонах Южного Урала и имели высокую численность, являясь преимущественным объектом охоты. Несмотря на сильное антропогенное воздействие, эти виды сохранили свой ареал и поддерживают сравнительно высокую численность популяции.

Список работ, опубликованных по теме диссертации

1. Сатаев Р.М. Сравнительная характеристика ископаемых фаун крупных млекопитающих из пещер «Победа» и «Заповедная» / Р.М. Сатаев // Информационные материалы Института геологии УфНЦ РАН. - Уфа, 1995. - С. 40-42.
2. Сатаев Р.М. Основные проблемы исторической экологии / Р.М. Сатаев // Тез. докл. научн. студ. конф. БашГУ. - Уфа, 1995. - С.9.
3. Сатаев Р.М. Археозоологический метод палеоэкологической реконструкции памятника бронзового века Таналык II / Р.М. Сатаев // Тез. докл. научн. студ. конф. БашГУ. - Уфа, 1996. - С.17.
4. Sataev R.M. Eopleistocene and Pleistocene Large Mammals in Southern Urals / R.M. Sataev // Volume of Abstracts INQUA—SEQS Symposium. 16-21 June. - Kerkrade, The Netherlands, 1996. - P.86.
5. Данукалова Г.А. Реконструкция условий осадконакопления и формирование полезных ископаемых в позднем плейстоцене и голоцене Башкортостана / Г.А. Данукалова, Л.И. Алимбекова, Р.М. Сатаев, А.Г. Яковлев, М.С. Елифанова, И.А. Ефимовских // Недра Башкортостана: Доклады отделения наук о Земле и экологии АН РБ. - Уфа, 1997. - С.38-39.
6. Сатаев Р.М. Фауна крупных млекопитающих и стратиграфия рыхлых отложений пещеры «Заповедная» / Р.М. Сатаев // Тез. докл. межд. конф. «Пещерный палеолит Урала». - Уфа, 1997. - С. 130-132.

7. Данукалова Г.А. К вопросу о возрасте костеносных отложений палеолитического памятника Горнова / Г.А. Данукалова, А.Г. Яковлев, Р.М. Сатаев // Информац. материалы Института геологии УфНЦ РАН. - Уфа, 1997. - С. 13-16.

8. Яковлев А.Г. Новые данные о распространении земноводных и пресмыкающихся на территории Башкортостана / А.Г. Яковлев, Т.И. Яковлева, Р.М. Сатаев, В.Ф. Хабибуллин, Р.Г. Байтерьяков // Башкирский край: сборник статей. - Уфа: Изд-во НМ РБ, 1997. - Вып 7. - С. 133-142.

9. Sataev R.M. Question on a Geological Age *Spelaearctos cf Rossicus* out of the Cave «Verchnaya» in South Ural / R.M. Sataev // Volume of Abstracts INQUA—SEQS Symposium. 6-11 September, - Kerkrade, The Netherlands, 1997. - P.72.

10. Сатаев Р.М. Ископаемая герпетофауна из пещеры «Заповедная» / Р.М. Сатаев, О.В. Макарова // Информац. материалы Института геологии УфНЦ РАН. - Уфа, 1998. - С. 14-18.

11. Сатаев Р.М. Стратиграфия рыхлых отложений и ископаемая фауна пещер района водопада Атыш (Южный Урал) / Р.М. Сатаев, И.М. Нурмухаметов, А.Ф. Гилязов, Р.Р. Рахматуллин, О.В. Макарова // Сборник тезисов докладов к Всероссийскому совещанию «Главнейшие итоги в изучении четвертичного периода и основные исследования в XXI веке». - С.-Пб, 1998. - С.45.

12. Яковлев А.Г. Биостратиграфическая характеристика геологического памятника природы «Пещера Нукатская» / А.Г. Яковлев, Г.А. Данукалова, Л.И. Алимбекова, Р.М. Сатаев, И.М. Нурмухаметов, О.В. Макарова // Плейстоценовые и голоценовые фауны Урала: Сб. научных трудов. - Челябинск: Изд-во «Рифей», 2000. - С. 81- 104.

13. Сатаев Р.М. Остатки млекопитающих и рыб из раскопок средневекового городища Уфа II / Р.М.Сатаев, И.М. Нурмухаметов // Древность и средневековые Волго-Камья: Материалы третьих Халиковских чтений. - Казань-Болгар, 2004. - С. 174-176.

14. Сатаев Р.М. Голоценовые птицы Южного Урала / Р.М. Сатаев, О.В. Кнутова, Р.Р. Рахматуллин // Башкирский орнитологический вестник. - Уфа: РИО Баш ГУ, 2004. - №1. - С. 22-28.